云 南 植 物 研 究　2003，25（1）：63～70
Acta Botanica Yunnanica

马先蒿属花冠形态的多样性与传粉式样的关系[*]

王　红，李文丽，蔡　杰
（中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学开放实验室，云南 昆明　650204）

摘要：马先蒿属（*Pediculais*）是有花植物中花冠形态多样化最为集中的属。该属主要的传粉者是熊蜂属（*Bombus*）昆虫；在北美，熊蜂和蜂鸟是马先蒿植物一些种类有效的传粉者；也发现壁蜂（*Osmia*）为其传粉。不同的传粉机制要求某一特定的取食式样储藏和释放花粉。本文讨论了花冠类型的进化趋势与传粉式样和花粉形态的关系。传粉者的选择压力是决定花冠多样化的重要因素之一；花冠类型与传粉者和传粉行为紧密相关。马先蒿植物和传粉者的相互依赖与其花冠类型、功能和物候互相适应，但花冠类型与花粉形态两者之间似乎没有明显的一一对应关系。通过北美、日本和喜马拉雅不同地理分布马先蒿种类的比较研究表明，具有相同花冠类型的种类有着相同的传粉方式，花冠形态与传粉式样存在紧密的协同进化关系。

关键词：马先蒿属；花冠类型；传粉式样；协同进化
中图分类号：Q 944　　**文献标识码：**A　　**文献编号：**0253－2700(2003)01－0063－08

Correlations between Floral Diversity and Pollination Patterns in *Pedicularis*（Scrophulariaceae）

WANG Hong，LI Wen-Li，CAI Jie
（*Laboratory of Plant Biodiversity and Biogeography*，*Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China）

Abstract：Flower forms of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）display one of the greatest diversities within a particular genus of the flowering plants. The major pollinators of *Pedicularis* are the bumblebees（*Bombus*）. In North America，floral resources of some species of *Pedicularis* may be shared by bumblebees，mason bees（*Osmia*）and humingbirds（*Selasporus*）as pollinators. Pollen grains are transferred by bumblebees and mason bees foraging for nectars and /or pollen，and by hummingbirds foraging for nectars. The different pollination mechanisms require very specific foraging patterns to deposit and release pollen. In this paper corolla forms and their evolutionary trends are discussed in relation to pollination patterns and pollen morphology. The foraging behaviors of pollinator selection as a force may have determined floral structure and function diversity. Floral characters are closely tied to pollinators and their pollination behaviors. The functions of all flowers are for sexual reproduction of the plants following pollination and fertiliza-

---

[*] 基金项目：国家自然科学基金（39970060）资助项目
E－mail：wanghong@mail. kib. ac. cn
收稿日期：2002－05－20，2002－08－12 接受发表
作者简介：王红（1964－）女，副研究员，主要从事孢粉学与传粉生物学研究。

tion. *Pedicularis* plants and pollinators are interdependent in terms of corolla forms, floral function and phenology of bloom. It seems that the corolla forms are not quite strictly congruent with their pollen morphology. Comparison of pollination patterns in different species from geographically isolated regions of North America, Japan and the Himalayas, it is evidented that *Pedicularis* species with same corolla form have similar pollination syndromes. There exists a high correlation between floral forms and pollination patterns in *Pedicularis*.

Key words: *Pedicularis*; Floral diversity; Pollination patterns; Coevolution

马先蒿属（*Pedicularis* L.）是玄参科最大的1个属，最近Olmstead等（2001）基于分子系统学证据，将其置于列当科（Orobanchaceae）中，无论是在“传统的玄参科”或是放入列当科，该属是其所在科中最大的属，也是被子植物中最大的属之一（Wang等，2002b）。该属有600～800种，其中一些是具广泛地理间断（Extensive geographic disjunctions）的环北极种；许多特有种分布在喜马拉雅地区（Li，1948；Macior，1988；Mill，2001）。我国有332～400余种，占全球马先蒿种类的一半以上（Yang等，1998；Mill，2001）。马先蒿为多年生或一年生（稀二年生）半寄生性草本植物。马先蒿植物花冠形态在进化过程中变异和分化十分活跃，按照Li（1951）的观点，其花冠形态可分为4种类型。马先蒿植物花冠变化与其昆虫传粉式样直接相关（Pennell，1943）。不同的花冠类型可能是与其传粉机制相互适应的结果，物种在很大程度上依赖于传粉者而得以繁殖。传粉昆虫的选择压力是马先蒿物种多样化的重要原因之一（Li，1948，1949，1951）。Müller（1881），Weed（1884），Kunth（1898－1905）等对欧洲和北美马先蒿属花冠类型与传粉媒介进行了研究，在这些地区没有发现长管具喙的花冠类型。Macior（1970，1977）对北美马先蒿植物做了详尽的研究，提出了该属植物花的功能与传粉媒介的行为之间的高度协同适应，并强调植物与传粉者在生活史上的物候相关性。Limpricht（1924）提出喜马拉雅是本属的起源中心和花的多样化中心。本属最进化长管具喙类型仅限于该地区，地理和生态的隔离使该地区产生了高等级的、特有的花冠类型。通过对日本和喜马拉雅马先蒿属植物的传粉生物学研究（Macior，1988，1991；王红和李德铢，1998；Macior等，2001），表明了北美与日本、喜马拉雅的马先蒿种类的进化适应形式是相一致的，传粉昆虫熊蜂对同样的花冠类型，具有一系列相同的传粉式样，花冠的结构和功能的进化与传粉者，特别是熊蜂属（*Bombus* Latr.）昆虫存在紧密的相互适应关系。北美与日本的马先蒿存在一种紧密的演化关系，可能是从喜马拉雅迁移者那里平行进化而来的，正处于替代分化之中（Macior，1988）。

1 花冠形态的多样性和花冠类型的区分

马先蒿属的花序大多是无限的，即向心的，但在特殊的群中（*Rhizophyllum* group）是有限，离心的。花在顶部或近顶部以螺旋的次序从上向下开放，上半部已有蒴果，下半部仍为花。有的种类植株近于无茎（钟补求，1955）。在该属中叶序的变化较花冠的变化稳定，以至于有共同遗传特性的种显示出叶序的相似形，这种相对小的基因变化，可能使其有足够的能力产生大量的多样化的花（Li，1951）。本属花冠变化十分多样。该属花冠为二唇形，上唇由两个联合的花瓣在基部联合成管状，端部头盔状，4个内向花药包藏在盔瓣

中，而雌蕊贯穿整个头盔长度，柱头延伸到头盔外；头盔直伸、无齿或直伸，具二侧齿（或具多个小齿）；也可以延伸成象鼻状长喙，喙分为直伸和弯曲二类；下唇有 3 裂，由明显的中瓣和 2 个侧瓣组成，有的种类广展以至完全包裹盔部；花冠管基部有蜜腺或缺如；花冠颜色变化多样，主要为紫色、腥红色、粉红、白色、黄色和桔黄色，缺乏兰色。无香味（Macior，1991）。

对于马先蒿属不同花冠结构变化，Li（1951）将其归纳为 4 种“进化花冠式”，即：1）头盔无齿型；2）头盔具二齿型；3）短管具或长或短的喙；4）长管具喙型。其中头盔无齿、具二齿被认为是较为原始的，而短管具喙型是介于无喙与长管具喙型的中间类型，长管具喙型被认为是最为进化的一种花冠式。根据 Prain（1890）对于下唇形状的区别，Bonati（1918）对于盔上齿的发生和 Li（1951）对于管部的弯曲程度的综合分析，钟补求（1955；1956 a，b）提出了与”进化花冠式”不同的两种“基本花冠式”，其中具有伸直的管部，直立的唇部，为 *Capitata* 型；花冠管在近端处向前俯曲，而下唇与管部和盔部多少以直角伸张，为 *Flammea* 型。基于花冠形态，结合传粉功能和开花物候，Macior（1991）将马先蒿花冠类型划分为：1）花冠无喙，有蜜腺；2）花冠无喙，无蜜腺；3）短管，无蜜腺；4）长管具喙无蜜腺。

2　传粉者与传粉方式和花的物候

对北美、日本和喜马拉雅马先蒿的传粉生物学研究表明，在有性繁殖过程中，马先蒿属植物产生种子主要是依靠昆虫和鸟类传粉的结果（目前仅发现 *P. hirsute* 在斯匹兹柏尔根群岛上完全依靠自花受粉）（Macior，1983）。昆虫通过取食花粉和（或）花蜜，蜂鸟取食花蜜达到传粉的目的。从表 1 中可以看出，日本、喜马拉雅和北美马先蒿的传粉昆虫主要是熊蜂。壁蜂（*Osmia*）作为某一特殊的传粉者也被发现（Macior，1983），由于 *P. semibarbata* 花冠管口狭窄，熊蜂取食花粉和（或）花蜜较为困难，而体型较小的 *Osmis tristells* 代替熊蜂能够顺利进入整个花冠管，成为有效的传粉者。马先蒿的花冠也出现了与传粉者相互适应的特征，*P. grayi* 黄色花冠出现鲜红色的脉纹，这一特殊颜色的脉纹在本属是较为稀见的，其高大的茎（高 1 ~ 1.5 m）和较长的花序，以及花冠管内具有丰富的花蜜，对蜂鸟（*Selasporus platycercus*）具有较强的吸引力，蜂鸟通过长喙吸食花蜜时接触花粉而传粉；同时该种所处的白杨林内的生境也适宜蜂鸟的生长（Macior，1982）。蜂鸟传粉的种类（如 *P. densiflora* 和 *P. rainierensis*）也有熊蜂为其传粉。马先蒿植物不仅仅是由一种熊蜂传粉；同时熊蜂也不固定在同一种植物上采集花粉和花蜜。Li（1951）认为马先蒿的广布种依靠专性的传粉昆虫似乎是不可能的。至今没有发现日本和喜马拉雅的马先蒿种类有鸟类和壁蜂传粉的报道，熊蜂是其主要的传粉者（Macior，1988，1991）。Pennell（1943）推测本属花冠最进化的长管具喙类型，可能是由吸食花蜜的鳞翅目昆虫传粉，Sprague（1962）也支持这一假想，但没有实际的野外观察。Macior（1990）、王红（1998）、王红和李德铢（1998）、Macior 等（2001）通过对克什米尔和云南西北部和四川西南部花冠长管具喙型种类传粉生物学研究表明，这一花冠类型没有发现鳞翅目昆虫为其传粉，仍然是由取食花粉的熊蜂蜂震式传粉（Buzz pollination）。

表1　马先蒿属种类与传粉特征

Table 1　*Pedicularis* species and their pollination syndromes

（**熊蜂** Bumblebees：B；**蜂鸟** Hummingbird：H；**背触式** Nototribic：NT；**腹触式** Sternotribic：ST；
花粉 Pollen：P；**蜜腺** Nectar：N）

Species	Corolla types	Pollinators	NT or ST	Foraging	Distributions	Authors
P. alaschanica	Rostrate，nectariferous	B（worker）	NT	P/N	Sichuan	Macior *et al*，2001
P. apodochila	Erostrate，necteriferous	B（worker）	NT	P/N	Japan	Macior，1988
P. attollens	Rostrate，nectarless	B（queen/worker）	NT	P	California	Macior，1977
P. bidentata	Rostrate，long-tubed nectarless	B（worker）	ST	P	Sichuan	Macior *et al*，2001
P. bracteosa	Erostrate，nectarifous	B（queen/worker）	NT/ST	P/N	Colorado	Macior，1975
P. canadensis	Erostrate，nectarifous	B（queen）	NT	P/N	Iowa	Macior，1968b
P. capitata	Erostrate，nectarifous	B（queen/worker）	NT/ST	P/N	Canada	Macior，1978
P. chamissonis	Rostrate，nectarless	B（worker）	ST	P	Japan	Macior，1988
P. contorta	Rostrate，nectarless	B（worker/queen）	ST	P	Washing-ton State	Macior，1978
P. cranolopha	Rostrate，long-tubed，nectarless	B（worker）	ST	P	Sichuan	Macior *et al*，2001
P. crenulata	Erostrate，nectarifous	B（worker）	NT	P/N	Colorado	Macior，1970b
P. cystopteridiifolia	Erostrate，nectarifous	B（queen/worker）	NT/ST	P/N	N America	Macior，1983
P. densiflora	Erostrate，nectarifous	B（worker）/H	NT	P/N	California	Macior，1977
P. densispica	Erostrate，nectarifous	B（worker）	NT	P/N	NW Yunnan	Wang and Li，1998
P. furbishiae	Erostrate，nectarifous	B（worker/queen）	NT	P/N	N America	Macior，1978
P. grayi	Erostrate，nectarifous	B（queen/worker）	NT/ST	P/N	Colorado	Macior，1970b
P. groenlandica	Rostrate，nectarless	B（queen/worker）	ST	P	California	Macior，1968b
P. howellii	Rostrate，nectarless	B（queen/worker）	NT/ST	P	N America	Macior，1986
P. integrifolia	Rostrate，long-tubed，nectarless	B（worker）	ST	P	NW Yunnan	Wang and Li，1998
P. kanei	Erostrate，nectarifous	B（queen/worker）	NT/ST	P/N	Canada	Macior，1982
P. kansuensis	Erostrate，nectarifous	B（worker）	NT	P/N	Sichuan	Macior *et al*，2001
P. lanceolate	Erostrate，nectarless	B（worker）	ST	P	Ohio	Macior，1969
P. langsdorfii	Erostrate，nectarifous	B（queen/worker）	NT/ST	P/N	Canada	Macior，1978
P. longiflora	Rostrate，long-tubed，nectarless	B（worker）	ST	P	NW Yunnan	Wang and Li，1998
P. lutescens	Erostrate，nectarifous	B（worker）	NT	P/N	NW Yunnan	Wang and Li，1998
P. oederi	Erostrate，nectarifous	B（queen/worker）	NT/ST	P/N	Japan	Macior，1988
P. ornithorhyncha	Rostrate，nectarless	B（worker/queen）	ST	P	Washing-ton State	Macior，1982
P. parryi	Erostrate，nectarifous	B（worker）	NT	P/N	Colorado	Macior，1970b
P. pulchella	Erostrate，nectarifous	B（worker）	ST	N	N America	Macior，1986c
P. punctata	Rostrate，long-tubed，nectarless	B（worker）	ST	N	Himachal Himalaya	Macior，1990
P. racemosa	Rostrate，nectarless	B（worker）	ST	P	Colorado	Macior，1970b
P. rainierensis	Erostrate，nectarifous	B（worker）/H	NT/ST	P/N	Washing-ton State	Macior，1982
P. resupinata	Rostrate，nectarless	B（worker）	ST	P	Japan	Macior，1988
P. rex	Erostrate，nectarless	B（worker）	NT/ST	P	NW Yunnan	Wang，1998
P. rhinanthoides	Rostrate，nectarless	B（worker）	ST	P	Sichuan	Macior *et al*，2001
P. roylei	Erostrate，nectarless	B（worker）	NT	P	NW Yunnan	Wang and Li，1998
P. semibarbata	Erostrate，nectarifous	Osmia tristella	NT	P/N	Califomia	Macior，1977
P. siphonantha	Rostrate，long-tubed，nectarless	B（worker）	ST	P	NW Yunnan	Wang and Li，1998
P. sudetica	Erostrate，nectarifous	B（males/worker）	NT/ST	P/N	Colorado	Macior，1970b
P. tricolor	Rostrate，long-tubed，nectarless	B（worker）	ST	P	NW Yunnan	Wang and Li，1998
P. tsekouensis	Erostrate，nectarless	B（worker）	NT	P	NW Yunnan	Wang and Li，1998
P. verticillata	Erostrate，nectarifous	B（worker）	NT	P/N	Japan	Macior，1988
P. yezoensis	Rostrate，nectarless	B（worker）	ST	P	Japan	Macior，1988

熊蜂属昆虫的取食和传粉方式与马先蒿属植物的地理分布是相关的，但传粉方式与传粉者体型大小有密切的联系（Macior，1982）。一般情况下，一种马先蒿，没有一特定的熊蜂取食，在同一居群，不同种的熊蜂可能取食同一种的马先蒿植物的花粉，或为同时开花的不同种的马先蒿植物传粉；每一种传粉机制要求特定的取食式样为了释放和储藏花粉。熊蜂取食花蜜是通过背面接触，收集花粉一般是背面或腹面接触而实现传粉（Macior，1986）。在具有蜜腺、花冠管较深的花上，体型较大、长舌的熊蜂蜂王，用身体直立向上的位置取食花蜜和花粉；通过身体的重量和翅的震动，虫体头、胸部的背面与花冠头盔顶端与花药的腹面摩擦，花粉得以释放。花粉散落在虫体的背部，通过储藏有花粉的背部与伸出头盔的柱头接触而达到传粉的目的，这一传粉方式为背面触柱式（Nototribic）传粉。体形较小、短舌的工蜂，以倒置悬挂的方式，通过足和翅的震动，刮取花粉；花粉积攒在虫体的胸部、腹部腹面和足，与花冠各种伸直和弯曲的喙先端伸出的柱头接触而实现传粉，这一传粉方式属于腹面触柱式（Sternotribic）传粉。如果花冠管内具蜜腺、管狭窄，体型较小的蜂特别是工蜂则通过虫体背面颈缝接触柱头传粉，这种方式花粉没有被震动。同一种马先蒿植物可能同时存在熊蜂以背面触柱和腹面触柱两种方式传粉（王红，1998）。研究发现，有个别种类（*P. siphonantha* var. *delavayi*）花冠管内含有蜜腺的基部侧面有刺穿的情况（Macior，1988；王红和李德铢，1998），穿刺的熊蜂大多是短舌的工蜂，它们的“盗蜜”行为没有起到真正的传粉的作用。

马先蒿属物种的生存、繁殖和散布有赖于其传粉机制的有效运转，而且这些机制和与之所处环境中相关的生物与非生物因素的协同适应（Co-ordination）密切相关。在自然条件下，马先蒿花功能的进化机制和熊蜂的生活周期、传粉行为与季节的变化有一定的关联，这些因素是造成居群生殖隔离最大的外部障碍。环北极马先蒿（*P. oederi*）和轮叶马先蒿（*P. verticillata*）在北美和日本的间断居群间蜜腺的变化，表明它们正处于与地理散布（Geographic dispersion）相伴随的基因趋异（Genetic divergence）的分化过程之中（Macior，1988）。花冠类型和功能的变化与季节的变化和熊蜂的巢群的变化是相互适应的。花冠无喙型、具蜜腺的种类大多在春季开花，长舌的蜂王取食花蜜，背面接触柱头的方式传粉（Macior，1982）；或刮食花粉，腹面接触柱头传粉（*P. bracteosa*）。蜂王和工蜂出现比率较高的种类，开花的季节较早；初夏开花的种类，为迟飞的、取食花粉的蜂王和最早出现的、体型较小的短舌工蜂提供花蜜和花粉。无喙有齿型中，无蜜腺的种类，大多是通过工蜂震动花粉，腹面接触柱头（*P. lanceolata*）；具有同样花冠型的少数种类（*P. labradorica*，*P. rex*）同时存在熊蜂工蜂用两种方式传粉（王红和李德铢，1998）。具喙、短管型、无蜜腺的种类，蜂王和工蜂出现比率较低的种类，几乎均在中到晚夏季开花，由工蜂震动花粉，背面触柱式（如 *P. groenlandica*）或腹面触柱式（如 *P. racemosa*）传粉。长管具喙、无蜜腺的种类（*P. megalantha*，*P. siphonantha*）大多在晚夏和秋季开花，主要是通过震动花粉的工蜂腹触式传粉。在马先蒿属中相同的花冠类型，昆虫储藏花粉的方式则是相同的，花冠形态与传粉方式存在紧密的协同适应的进化关系（Co-adaptive evolution）。

3　花粉形态与传粉方式

马先蒿属的花粉是广孢型的，萌发孔为二合沟、三沟和三合沟类型。钟补求等

(1965)、Beug (1961)、Dutta & Chanda (1979) 认为花粉表面相对平滑。事实上，通过对中国产不同种类花粉的表面纹饰的研究发现有明显的区别。根据花粉粒的大小和形状、萌发孔的类型和表面纹饰，该属花粉有 3 个类型 7 个亚类型 (Wang 等，2002a)。Wodehouse (1935) 提出，一般而言，花粉形态与传粉者与传粉行为之间有一定的联系；花粉的表面纹饰，花粉壁的层次和传粉者、传粉类型存在相互协同的进化关系 (Fergusonand & Skvarla，1982；Grayum，1986；Pacini，1997)。马先蒿属花粉表面纹饰多样化，具有相同花冠形态 (如花冠短管具喙型的种类)，花粉具有不同的表面纹饰，反之亦然。然而，在花冠无喙 (无齿) 型及长管具喙型的一些种类中，花粉却具有相同的表面纹饰，花粉形态与花冠类型之间存在明显的网状进化关系，两者之间似乎没有高度的一一对应联系。它是否像 Taylor 等 (1975) 建议的，不同的表面纹饰类型反映了对花粉不同的扩散机制的适应，或如 Grayum (1986) 指出的，花粉表面纹饰不仅只是花粉的特征，而且是传粉者选择压力的反映，这些方面还需要进一步研究。

4 花冠的进化趋向

马先蒿属植物的花冠变异与传粉者传粉行为是互相适应的。一般认为，所有的花冠类型的变化是在逐步的、渐进的过程中发生的，这种变化是由变异的固定和积累而缓慢形成，并一定存在中间过渡类型。Li (1951) 认为，该属花冠类型的进化趋势是：无喙 (无齿和有齿) 是较为原始的类型；短管有喙是介于无喙和长管有喙型之间的过渡类型，研究表明这一类型的花粉形态也是最为复杂的 (Wang 等，2002a)；而长管具喙类型是最为进化的。Macior (1982) 认为，如果没有紧密的亲缘关系，却具有相同的冠状花冠类型的种类 (*P. cristatella*，*P. croizatiana*，*P. garnieri*，*P. cranolopha* and *P. cranolopha longicornuta*) 是传粉昆虫选择压力导致其趋同进化的解释是合理的；而近于辐射对称 (无喙) 的 *P. sceptum-carolinum* 的花型至 *P. kialensis* (属于 Lasioglossa 组) 的具喙短管型，以及在 Cyathophora 组中从短管无喙的 *P. rex* 到极长管具喙的 *P. cyathophylla* 花型的相似过渡，这种渐进的逐步进化仍有疑问；假如花型的突变式进化是可能的，这种渐变系列可能并不代表历史事件的真正系列。

致谢 美国 Akron 大学生物系 Macior，L. W. 教授惠赠资料；英国爱丁堡皇家植物园 Mill，R. R. 博士有益的讨论。

〔参 考 文 献〕

Beug HJ，1961. Leitfaden der Pollen bestimmung für Mitteleuropa und angrenzende [M]. Leiferung：Gebiete，**1**：1—63

Bonati G，1918. Le genre *Pedicularis* L. Morphologie，classification，distribution géographique，évolution et hybridation [M]. Nancy：Berger-levrault

Dutta NM，Chanda S，1979. Taxonomically an advanced genus but palynologically primitive [J]. *IV Int Palynol Conf*，Lucknow，**1**：539—541

Ferguson IK，Skvarla JJ，1982. Pollen morphology in relation to pollinators in Papilionoideae (Leguminosae) [J]. *Bot J Linn Soc*，**84**：183—193

Grayum MH，1986. Correlations between pollination biology and pollen morphology in the Araceae，with some implications for angiosperm evolution. In：Blackmore S.，Ferguson I. K.（eds.），Pollen and Spores：Form and Function［M］. London（Linnean Society of London，Symposium Series 12）：Academic Press，313—327

Kunth P，1898 – 1905. Handbuch der Blutenbiologie［M］. Leipzig：Engelmann

Li HL，1948. A revision of the genus *Pedicularis* in China［M］. Part I. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia*，**100**：205—378

Li HL，1949. A revision of the genus *Pedicularis* in China［M］. Part II. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia*，**101**：1—214

Li HL，1951. Evolution in the flowers of *Pedicularis*［J］. *Evolution*，**5**：158—164

Limpricht W，1924. Studien über die Gattubg *Pedicularis*［J］. *Repert Spec Nov Regni Veg*，**20**：161—265

Macior LW，1968b. Pollination adaptation in *Pedicularis canadensis*［J］. *Amer J Bot*，**55**：1031—1035

Macior LW，1969. Pollination adaptation in *Pedicularis lanceolata*［J］. *Amer J Bot*，**56**：853—859

Macior LW，1970b. The pollination ecology of *Pedicularis* in Colorado［J］. *Amer J Bot*，**57**：716—728

Macior LW，1975. The pollination ecology of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）in the Yukon Territory［J］. *Amer J Bot*，**62**：1065—1072

Macior LW，1977. The pollination ecology of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）in the Sierra Nevada of California［J］. *Bull Torrey Bot Club*，**104**：148—154

Macior LW，1978. The pollination ecology and endemic adaptation of *Pedicularis furbishiae* S. Wats［J］. *Bull Torrey Bot Club*，**105**：268—277

Macior LW，1982. Plant community and pollinator dynamics in the evolution of pollination mechanisms in *Pedicularis*（Scrophulariaceae）. In：Armstrong J A，Powell J M，Richards A J（eds.）. Pollination and Evolution［M］. Sydney：Royal Botanic Gardens，29—45

Macior LW，1983. The pollination dynamics of sympatric species of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）［J］. *Amer J Bot*，**70**：844—853

Macior LW，1986. Floral resource sharing by bumblebees and hummingbirds in *Pedicularis*（Scrophulariaceae）pollination［J］. *Bull Torrey Bot Club*，**113**：101—109

Macior LW，1988. A preliminary study of the pollination ecology of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）in Japan［J］. *Plant Species Biol*，**3**：61—66

Macior LW，1990. Pollination ecology of *Pedicularis punctata* Decne.（Scrophulariaceae）in the Kashmir Himalaya［J］. *Plant Species Biol*，**5**：215—223

Macior LW，1991. Pollination ecology of *Pedicularis megalantha* D. Don（Scrophulariaceae）in the Himachal Himalaya［J］. *Plant Species Biol*，**5**：215—223

Macior LW，Tang Y，Zhang JC，2001. Reproductive biology of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）in the Sichuan Himalayas［J］. *Plant Species Biol*，**12**：1—7

Mill RR，2001. Notes relating to the Flora of Bhutan：XLIII. Scrophulariaceae（*Pedicularis*）［J］. *Edinburgh J Bot*，**58**：57—98

Müller H，1881. Alpenblumen，ihre Befruchtung dürch Insekten ünd die gegenseitigen anpassunggen beider［M］. Leipzig：Engelmann

Olmstead RG，dePamphilis CW，Wolfe AD，*et al*，2001. Disintegration of the Scrophulariaceae［J］. *Amer J Bot*，**88**：348—361

Pacini E，1997. Tapetum character states：analytical keys for tapetum types and activities［J］. *Canad J Bot*，**75**：1448—1459

Pennell FW，1943. The Scrophulariaceae of the Western Himalayas［M］. *Acad Nat Sci Philadelphia Monogr*，43

Prain D，1890. The species of *Pedicularis* of the Indian Empire and its frontiers［J］. *Ann Bot Gard Calcutta*，**3**：1—196

Sprague EF，1962. Pollination and evolution in *Pedicularis*（Scrophulariaceae）［J］. *Aliso*，**5**：181—209

Taylor TN，Levin DA，1975. Pollen morphology of Polemoniaceae in relation to systematics and pollination systems：scanning electron microscopy［J］. *Grana*，**15**：91—112

Tsoong PC（**钟补求**），1955. A new system for the genus *Pedicularis*［J］. *Acta Phytotax Sin*（**植物分类学报**），**4**：71—147

Tsoong PC（**钟补求**），1956a. A new system for the genus *Pedicularis*［J］. *Acta Phytotax Sin*（**植物分类学报**），**5**：19—74

Tsoong PC（**钟补求**），1956b. A new system for the genus *Pedicularis*［J］. *Acta Phytotax Sin*（**植物分类学报**），**5**：205—278

Tsoong PC（**钟补求**），Chang KT（**张金谈**），1965. Palynological study of *Pedicularis* and its relation with the taxonomic systems of the genus I，II［J］. *Acta Phytotax Sin*（**植物分类学报**），**10**：257—281，357—374

Wang H（王红），Li DZ（李德铢），1998. A preliminary study of pollination biology of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）in northwest Yunnan，China［J］. *Acta Bot Sin*（植物学报），**40**（3）：204—210

Wang H（王红），1998. The pollination syndrome of *Pedicularis rex*（Scrophulariaceae）and its biogeographic significance［J］. *Acta Bot Sin*（植物学报），**40**（9）：781—785

Wang H，Mill RR，Blackmore S，2002a. Pollen morphology and infra-generic evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）［J］. *Plant Systematics* and *Evolution*.（Accepted for publication）

Wang H，Cai J，Gu ZJ，*et al*，2002b. Karyotype morphology of the thirteen species of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）from the Hengduan Mountains Region，NW Yunnan，China［J］. *Plant Systematics* and *Evolution*.（Accepted for publication）

Weed CM，1884. The fertilization of *Pedicularis canadensis*［J］. *Amer Nat*，**18**：822—824

Wodehouse RP，1935. Pollen Grains：Their Structure，Identification and Significance in Science and Medicine［M］. New York：McGraw Hill

Yang HB，Holmgren NH，Mill RR，1998. *Pedicularis*. In：Wu Z-Y，Raven P H（eds.），Flora of China［M］. Beijing：Science Press，St Louis：Missouri Botanical Garden Press，**18**：97—209

* * *

〔上接45页〕

形式。引用同一著者在同一年出版的多篇文献时，出版年后小写字母a，b，c等示区别。中文按姓氏笔画为序，外文以姓氏字母为序。⑵著者3人以内的全部著录，3人以上只著录前3人，后加“等”或“*et al*”。

著录各项如下，切勿缺项。具体著录内容为：

期刊：作者，年份. 文题［J］. 刊名（外文刊名用斜体，规范缩写，不用缩写点），卷（期）：起止页码。

在引用国内刊物的文献时，无论其原文是用中文还是英文刊出时，一律用英文形式列出，但原文是中文的需列出作者中文名和中文刊名（用括号排于相应位置）；若原文无英文题目，则仍以中文形式，按姓氏笔划排于文献的最前面。举例如下：

Tang ZC（汤章城），2001. Trends in plant physiology at the turn of century［J］. *Acta Phytophysiol Sin*（植物生理学报），**27**（1）：1—4

Zhou LH（周丽华），Wu ZY（吴征镒），2001. Taxonomic revision of *Cotoneaster microphyllus*（Rosaceae）［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**23**（2）：162—168

Cao CY（曹成有），Kou ZW（寇振武），Jiang DM（将德明），*et al*，2000. Interdune duccession in the Kerqin sandy region. *Acta Phytoecologica Sinica*（植物生态学报），**24**（3）：262—267

图书：著者，年份. 书名［M］. 版次（初版不写）. 出版地：出版社，起止页码。

在引用中文书籍文献时，均用中文形式列出，若引用的是翻译为中文的书籍，也用中文形式列出，并按姓氏笔划排于文献的最前面。

论文汇编、会议文集：著者，出版年. 题名［A］. In（见）：原书编者，书名［C］. 出版地：出版者，起止页码。

8. **来稿如不符上述要求，本刊编辑部将退请作者修改或重抄后再接受送审，并以符合要求的稿件收到日为收稿日期。**

9. **编辑部对录用的稿件在文字上可作必要的修改。稿件处理情况于收稿后3～4个月内通知作者。凡本刊送审稿件，不论录用与否，均需支付审理费80元；发表费（版面费、铜版图费）请按通知交纳。稿件一经刊登，酌付稿酬，并赠单行本10份和样刊1本。**

10. **来稿请挂号寄：昆明市黑龙潭昆明植物研究所内《云南植物研究》编辑部，勿寄个人。**

邮政编码：650204；**电话：**（0871）5223032，**传真：**（0871）5223163；E－mail：BianJi@mail. kib. ac. cn